

**MTA Doktora Pályázat**

**Doktori Értekezés Tézisei**

**Halközösségek sokfélesége, szerveződése és védelme  
a Kárpát-medence vízfolyásaiban**

Erős Tibor

MTA Ökológiai Kutatóközpont Balatoni Limnológiai Intézet

Tihany

2017

## 1. Bevezetés és célkitűzés

Az édesvizek a Föld területének mintegy 1%-t, a hidroszféra alig 0,01%-t adják. Mégis, ez a kicsike hányad nélkülözhetetlen a bioszféra működése és az emberiség fennmaradása szempontjából. A biológiai sokféleséget tekintve az édesvizekben él a világ ismert fajainak közel 10%-a. Például az egyik leginkább feltárt taxonómiai csoport, a gerincesek egynegyede édesvizekben él. Közülük a halak több mint 10000 édesvízi fajt számlálnak, ami kb 40%-a globális fajsámuknak. Az édesvizek biológiai sokfélesége azonban drasztikus mértékben hanyatlak. A fajok eltűnésének sebessége magasán meghaladja a szárazföldi területekre becsült értékeket (Dudgeon et al., 2006). E hanyatlás elsődleges oka az ember természet átalakító tevékenységének tulajdonítható, amelyek némelyike már megfordíthatatlan változást idézett elő nagy tavak és vízfolyásrendszerek élővilágának sokféleségében és az alapvető ökoszisztéma funkcióban, pl. táplálékhálózatuk szerkezetében és működésében (Carpenter et al., 2011; Kopf et al., 2015). Az édesvizek biológiai sokféleségét leginkább veszélyeztető tényezők, a természetes élőhelyek nagyfokú átalakítása, a kémiai szennyezések, az inváziós fajok terjedése, a klímaváltozás, nagyban megegyeznek a szárazföldi biomokban is jegyzett veszélyforrásokkal, a túlzott mértékű halászat kivételével.

Az édesvizek közül a vízfolyások különösen érzékenyek az emberi hatásokra (Malmqvist és Rundle, 2002). Lineáris szerkezetük miatt erősen függnek a környező szárazföldi élőhelyek állapotától. A lineáris szerkezetből fakadóan a vízfolyásokban gyakorlatilag nincsenek alternatív útvonalak az élőlények vándorlása, az anyag és energia élőhelyek közötti áramlása szempontjából (Erős és Grant, 2015). A vízfolyások hidromorfológiáját alapvetően meghatározó, az élőhelyet jelentős mértékben átalakító gátak, még ha méretük el is törpül a vízfolyás méretéhez képest, alapvetően befolyásolhatják a vízfolyások ökológiai folyamatait (Crook et al., 2015). Emellett a víz áramlása révén a kémiai szennyezések nem csupán lokálisan, hanem a vízfolyás hosszanti szelvénye mentén hosszan kifejthetik hatásukat (Malmqvist és Rundle, 2002). A vízfolyások védelme ezért nehezebb a szárazföldi területek védelménél és veszélyeztetettségük ellenére messze elmarad a szárazföldekre alkalmazott eljárások megalapozottságától és hatékonyságától (Abell et al., 2007). Igazán hatékony védelmük csakis vízgyűjtő léptékű területvédelemmel lehetséges, ez azonban az emberiség létszámának növekedésével (urbanizáció, mezőgazdasági területhasználat) számos problémába ütközik. Nem véletlen, hogy az emberiség vízellátása, a gazdasági termelékenység fokozása sok esetben együtt jár a vízi ökoszisztéma és a biológiai sokféleség nagyfokú és kellően nem is ismert mértékű károsításával (Vörösmarty et al., 2010).

A klímaváltozás erősödésével az édesvíz értéke várhatóan tovább növekszik az emberiség számára. A víz tárolása (tározók létesítése) és elvezetése (csatornák, vízgyűjtők közötti összeköttetések létesítése) pedig együtt jár a vízi élőhelyek és élőviláguk további bolygatásával. Jelenleg az édesvízi ökorégiók közel 50%-ában találhatók nagy és/vagy közepes méretű gátak (víztározók, vízierőművek) a vízfolyásokon (Liermann et al., 2012). Egy 2012-ben megjelent tanulmány szerint Dél-Amerikában 2215 vízerőmű projekt terve van napirenden, ami 673 korábban teljes mértékben szabályozatlan folyóra tervez duzzasztást (Kareiva, 2012). Az ilyen mértékű beavatkozások alapvetően befolyásolhatják a vízi élővilág és különösképpen az ívó, élelemszerzési és telelőhelyek között aktívan vándorló életmódú halpopulációk hosszú távú fennmaradását.

A biológiai sokféleség drasztikus mértékű csökkenését mérsékelni próbáló természetvédelem szélmalomharcához, a kezelési tervek megalapozásához nélkülözhetetlen, hogy részletes ismeretekkel rendelkezünk a sokféleség térbeli megoszlásáról, az élőlényközösségek szerveződéséről, az élőhely átalakítások hatásairól. Természetvédelmi és az ökoszisztéma szolgáltatások fenntartásában betöltött jelentősége ellenére azonban ismereteink még a leginkább feltárt területeken (Európa, Észak-Amerika) is hiányosnak mondhatók a biológiai sokféleség tér és időbeli megoszlásáról és e mintázatot befolyásoló tényezők szerepéről vízfolyásokban (Kopf et al., 2015).

Az értekezés célja, hogy összefoglalja a Kárpát-medence vízfolyásait benépesítő halközösségek sokféleségének és szerveződésének megismerése, illetve védelmi lehetőségei terén kifejtett kutatói munkásságom főbb elemeit.

Az értekezés 1. részében bemutatom a Pannon biogeográfiai régió halközösségeinek sokféleségét és vízfolyástípusok közötti hasonlóságát/különbözőségét. A halközösségek sokféleségének számba vétele alapvetően fontos a természetvédelem számára a kezelési tervek megalapozásához.

Az értekezés 2. részében azokat a főbb módszertani eredményeket mutatom be, amelyek segítették a halközösségek mintavételi eljárásának kialakítását. A sokféleség tér és időbeli változásának, az élőlényközösségek szerveződésének megismeréséhez nélkülözhetetlen a mintavétel hibájának, illetve reprezentativitásának ismerete. Ezek az ismeretek kritikus fontosságúak megalapozott és mértéktartó következtetések levonásához, gyakorlati szempontból pedig a monitorozó programok fejlesztéséhez.

Az értekezés 3. részében hal metaközösségek szerveződését vizsgálom. Bemutatom, hogy milyen metaközösség szerkezet jellemző vízfolyásainkban és hogy melyek a vízfolyások halközösségeinek taxonómiai és funkcionális összetételét leginkább meghatározó környezeti

tényezők. A metaközösségek szerveződésének kutatása segíti a lokális és a regionális folyamatok hatásainak megismerését, a környezeti tényezők és a diszperziós folyamatok jelentőségének meghatározását.

Az értekezés 4. részében a halak rekolonizációs dinamikáját jellemzem a súlyos kémiai szennyezést szenvedett Marcal folyóban. A folyó benépesüléséről nyert eredmények hozzájárulnak a halközösségek szerveződési szabályainak jobb megértéséhez.

Az értekezés 5. részében gráfok alkalmazási lehetőségeit mutatom be vízfolyáshálózatok strukturális és funkcionális konnektivitásának jellemzésére. A javasolt gráf alapú modellezési eljárás nagyban hozzájárul a vízfolyáshálózatok szerkezetének hatékonyabb jellemzéséhez és a fragmentáció jelentőségének megállapításához. Hozzájárul továbbá az élőhelyek közötti konnektivitási kapcsolatokat hatékonyabban figyelembe vevő természetvédelmi tervek kialakításához; ami különösen az egész életüket vízben töltő, ám sokszor nagy távolságokat megtevő halpopulációk számára lehet kulcsfontosságú.

Végül, az értekezés 6. részében a szisztematikus természetvédelmi területhálózat tervezés módszereinek segítségével teszek javaslatot a Pannon biogeográfiai régió halközösségeinek védelmére.

## **2. Anyag és módszer**

Az 1. vizsgálatban, amelynek fő célja a halközösségek sokféleségének lokális, vízfolyástípusok közötti és országos léptékű megismerése volt, az EcoSurv projekt gyűjtéseit értékeltük (részletesen Erős, 2007). A 2005-ben végrehajtott projekt keretében a mintavételi helyeket a vízfolyás típusok aránya és országos lefedettsége alapján választottuk ki, ezen belül pedig a víztesteket véletlenszerű (random) mintavétel szerint (rétegzett random mintavétel). A diverzitási elemzéseket a teljes közösség szintjén (őshonos és idegen-honos fajok) és az őshonos fajok szintjén is elvégeztük, hogy megvizsgáljuk mi a jelentősége az idegen-honos fajoknak a közösségek sokféleségének és összetételének mintázataiban.

A 2., módszertani jellegű vizsgálatban azokra a kérdésekre kerestünk választ, hogy 1) mi a jelentősége a mintavételi terület nagyságának, illetve az időbeni ismétléseknek a mintavétel hatékonyságára, 2) miként határozza meg a gyűjtők személye és/vagy a gyűjtőeszköz (elektromos halászgép) típusa a mintavétel eredményét, 3) mennyiben különbözik a halközösség szerkezetéről nyert kép, ha nappal vagy pedig éjszaka végzik felméréseiket a kutatók. A fajszám területméret és idő összefüggéseit a Börzsönyben folyó közel természetes Bernecei- és Kemence-patakokban tanulmányoztuk, 10 éves terepi adatsoron nyugvó két

szimulációs kísérletben. Míg az első vizsgálat a mintavételi terület és az idő hatásának finomabb skálájú összefüggéseit tárta fel a Bernecei-patakban, a második vizsgálat az idő szerepének nagyobb léptékű hatására fókuszált a Bernecei-patakban és befogadó-patakjában a Kemence-patakban (részletesen Erős és Schmera, 2010). A mintavevő személyének és a gép típusának hatását a halközösségek szerkezetét jellemző változók értékeire a Marcal folyóban tanulmányoztuk 2011-ben (részletesen Specziár et al., 2012). A halállomány-szerkezet éjszakai és a nappali felmérések, illetve élőhelyek közötti különbségeit a Duna folyóban tanulmányoztuk 2004-ben (részletesen Erős et al., 2005; 2008). Az alapvető halközösség-szerkezeti változók mellett (fajszám, fajkompozíció, relatív abundancia) vizsgáltuk a közösség biológiai (trait) jellemvonásainak változásait is a mintavételi erőfeszítés növelésnek függvényében, elsőként vízfolyások esetében. A halfajok trait jellemvonásait korábban készített adatbázisunk és irodalmi adatok alapján határoztuk meg (pl. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org); Poff és Allan, 1995; Lamouroux et al., 2002; Santoul et al., 2005; Erős, 2005; Erős et al. 2009a, b).

A 3., a hal metaközösségek szerveződését taglaló vizsgálatban, két különböző tér és időléptékű vizsgálatsort értékeltünk. Az elsőben a hal metaközösségek szerveződését nagy léptékben meghatározó tényezők jelentőségét vizsgáltuk, egy 2013-ban végzett, országos léptékű felmérésünk alapján (részletesen Erős et al., 2016). A másik vizsgálat a Balaton vízgyűjtőjén tárta fel a halközösségek szerveződését meghatározó környezeti és térbeli tényezők jelentőségét, különös tekintettel a metaközösség szerkezet időbeli variabilitására és funkcionális szerveződésére. Ez utóbbi kutatás adatsora három éven át (2008-2010) és évszakos gyakorisággal végzett felméréseken alapult (részletesen Erős et al., 2014).

A 4. vizsgálatban a Marcal halállományának rekolonizációs folyamatait értékeltük három éven (2010-2013) és évszakos felméréseken alapuló adatsorunk alapján (részletesen Erős et al., 2015).

Az 5. vizsgálatban alapvető gráfelméleti (hálózatelemzési) indexeket használtunk arra a célra, hogy bemutassuk miként jellemezhető a vízfolyáshálózatok strukturális konnektivitása és fragmentálódásuk mértéke gráfok és az élőhelyek jellemvonásait és konnektivitási kapcsolatait figyelembe vevő élőhely-elérhetőségi indexek segítségével (Saura és Pascual-Hortal, 2007; Saura és Rubio, 2010). Ehhez esettanulmányként a Zagyva vízgyűjtő gráfját használtuk fel (részletesen Erős et al., 2011). Az értekezésben is taglalt összefoglaló tanulmányunkban áttekintettük a hálózatelemzési módszerek alkalmazási lehetőségeit és javaslatokat tettünk további kutatási irányvonalakra (Erős et al., 2012).

A 6. vizsgálatban országos léptékű, 389 részvízgyűjtőre vonatkozó adatbázisunkat használtuk arra a célra, hogy klimatikus és élőhelyi változók segítségével prediktáljuk a

halfauna összetételét Magyarország természetes vizeinek 952 részvízgyűjtőjére (Dolezsai et al., 2015). A részvízgyűjtőkre vonatkozó elterjedés ismeretében egy optimalizációs algoritmuson alapuló program (MARXAN) segítségével a legnagyobb biodiverzitással rendelkező, és egyben legkisebb összterületű vízgyűjtőket jelöltük ki. Az elemzéseket négyféle hierarchikus szinten végeztük, fokozatosan kivéve a legkevésbé védhető (nemzetközi folyó) és legnagyobb területű (Balaton) vízgyűjtőket az elemzésből, hogy értékelhessük az országon belüli természetvédelmi célok megvalósíthatóságát. Az elemzések során hangsúlyt fektettünk a folyószakaszok hosszirányú összeköttetésének biztosítására, hogy a javasolt területhálózat minél kisebb mértékű szétagoltságot mutasson.

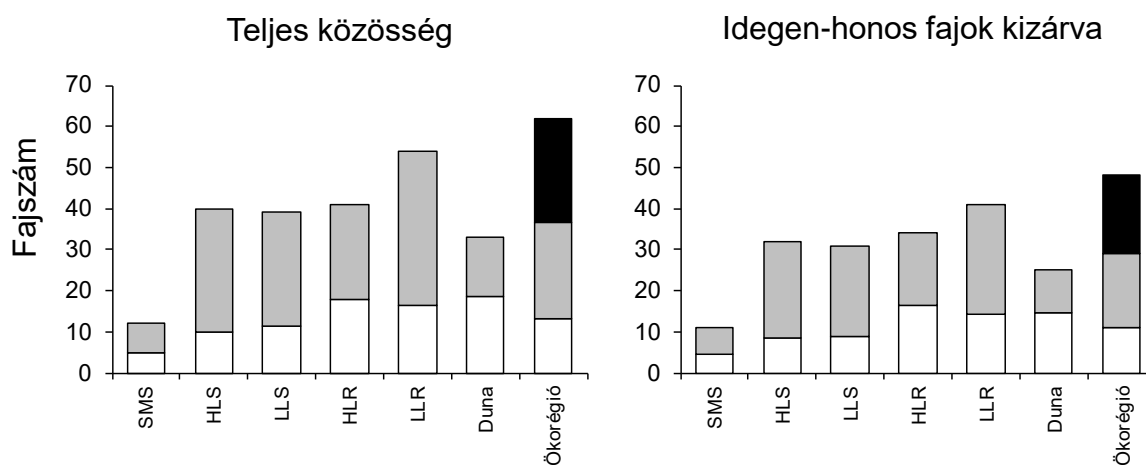
### 3. Eredmények és megvitatásuk

#### 3.1. HALKÖZÖSSÉGEK SOKFÉLESÉGE A KÁRPÁT-MEDENCE VÍZFOLYÁSAIBAN

A vízfolyás típusokban statisztikailag elkülöníthető halközösségek fordultak elő. A halközösségek egy jól meghatározható vízfolyás gradiens mentén mutattak elkülönülést, a hegyvidéki pataktól a nagy folyókig és a Duna folyamig. Az eredmények megerősítették a halökológiában jól ismert mintázatot, a fajok számának növekedését a tengerszint feletti magasság csökkenésével, a hegyvidéki pataktól a nagy folyókig (Schlosser, 1991; Matthews, 1998). Azonban rámutattak arra is, hogy sík és dombvidéki kisvízfolyások, illetve sík és dombvidéki folyók halközösségeinek fajsza ma nem mutat egymástól egyértelmű különbséget, mert típuson belül jelentős mértékű különbségek találhatók az egyes víztestek között (1. ábra). A sokféleség felosztásával kapott eredmények szerint a lokális (alpha) diverzitás csupán kis hányadát adta a fajgazdagságnak, míg a beta diverzitásnak volt inkább jelentős szerepe a halközösségek fajgazdagságának regionális mintázatában. Az eredmények tehát felhívják a figyelmet a vízfolyás szakaszok és a vízfolyás típusok közötti nagy variabilitásra, azaz a beta diverzitás jelentőségére a halközösségek szerveződésében.

Az idegen-honos fajok kizárása az elemzésekből nem befolyásolta jelentős mértékben a halközösségek faji sokféleségének típuson belüli és közötti mintázatát. Mindez azt mutatja, hogy a típusokban közel azonos arányban fordulnak elő az idegen-honos fajok és/vagy a különbségek a faji sokféleségben elég nagyok voltak bizonyos típusok között ahhoz, hogy az idegen-honos fajok kizárása érdemi változást okozzon a sokféleség eloszlásában. A faji sokféleségre vonatkozó eredményekkel összevetve azonban az idegen-honos fajok kizárása az

elemzésekből jelentős változásokat okozott a kompozicionális sokféleségben. A legnagyobb mértékű változások a folyók esetében és különösen a relatív abundancia adatokon nyugvó elemzésekben voltak megfigyelhetők. Például, az idegen-honos fajok kizárásával a Duna halközössége nem volt megkülönböztethető a síkvidéki nagy folyók halközösségétől. Emellett az idegen-honos fajok kizárása kis mértékben növelte a típusok elválását és javította az osztályozás erősségét is. Ez utóbbi eredmények azt igazolják, hogy az idegen-honos fajok némiképp homogenizálják a halközösségek kompozicionális sokféleségét a Pannon biogeográfiai régióban.



1. ábra. A sokféleség additív felosztása a fajszámra a teljes közösség szintjén és az idegen-honos fajok kizárása után. SMS: hegyvidéki kisvízfolyások; HLS: dombvidéki kisvízfolyások; LLS: síkvidéki kisvízfolyások; HLR: dombvidéki folyók; LLR: síkvidéki folyók; Duna folyam és az összes vízfolyás típust magába foglaló „ökorégió” szinten. Fehér oszlop: átlagos alpha diverzitás; szürke oszlop: típuson belüli beta diverzitás (beta1); fekete oszlop: típusok közötti beta diverzitás (beta2).

Az idegen-honos, inváziós fajokról jól ismert, hogy régiótól és térbeli léptéktől függően homogenizálhatják vagy akár differenciálhatják is a halközösségek kompozicionális sokféleségét (Marchetti et al., 2006, Olden et al., 2006a). A Pannon biogeográfiai régió halközösségére vonatkozó eredmények jól példázzák, hogy a homogenizáció és a differenciáció egy régió belül is megfigyelhető vízfolyástípustól függően. Olyan inváziós asszimétrikus indikátor fajok, mint pl. az ezüstkárász (*Carassius gibelio*) jelentősen hozzájárultak a domb és a síkvidéki patakok halközösségének homogenizációjához. A Dunában inváziós gébfajok, mint pl. a Kessler géb (*Neogobius kessleri*) és a kerekfejű géb (*Neogobius melanostomus*) pedig erősen megkülönböztették (differenciálták) a Dunát a síkvidéki folyók halközösségeitől.

Eredményeink szerint az élőhely típusok sokfélesége jelentős mértékben tükrözi a halközösségek sokféleségét. A legkézenfekvőbb természetvédelmi eljárás a halközösségek

sokféleségének védelme érdekében ezért, ha azokat a területeket (tájegységeket) jelöljük ki védelemre, amelyeknél viszonylag kis területen változatos vízfolyás típusok fordulnak elő. Ez biztosíthatja azt, hogy a halközösségek sokféleségnek egy jelentős hányadát megőrizhessük a Pannon biogeográfiai régióban. Magyarországon több nemzeti park alapításakor is figyelembe vették a táji sokféleség változatosságát (pl. Duna-Ipoly Nemzeti Park), még ha az alapításkor nem is volt igazán hangsúly az egyes vízfolyások védelmén. A védett területek hálózatába így változatos típusú vízfolyások (és ezért halközösségek) kerültek be. Nincs azonban a forrástól a torkolatáig védettnek nyilvánított vízfolyás. A természetvédelem számára rendelkezésre álló források mindig igen szűkösek, de felmerül a kérdés, hogy mégis milyen típusú vízfolyás lehet leginkább esélyes a teljes körű védelemre amennyiben erre lehetőség adódna? Könnyen belátható, hogy nagy folyóink, de különösen a Duna folyam és nagy mellékfolyóinak hatékony védelme nehezen megvalósítható feladat. Az idegen-honos fajokat kizárva a dombvidéki folyóknak volt a legmagasabb alpha diverzitása. Emellett a dombvidéki folyók típusban fordult elő a legtöbb reophil halfaj, amelyek közül több faj volt a természetvédelem számára is megkülönböztetett, védett faj (pl. sujtásos küsz *Alburnoides bipunctatus*, homoki küllő *Gobio kessleri*, kőfűró csík *Sabanejewia spp.*, német bucó *Zingel streber*). Ezért egy jól kiválasztott dombvidéki folyó hosszú szakaszának és a hozzá tartozó kisvízfolyások védelmével már biztosítani lehetne a halközösségek sokféleségének jelentős hányadának megőrzését hazánkban (lásd még 6. fejezet. Természetvédelmi területhálózat tervezés).

### 3.2. HALKÖZÖSSÉGEK MONITOROZÁSA – MÓDSZERTANI FEJLESZTÉSEK

A mintavétel reprezentativitásáról informáló kutatásaink rávilágítottak arra, hogy számos módszertani tényező befolyásolhatja a halközösségek szerkezetéről nyerhető képet vízfolyásokban, amit célszerű figyelembe venni a halállományok monitorozása során.

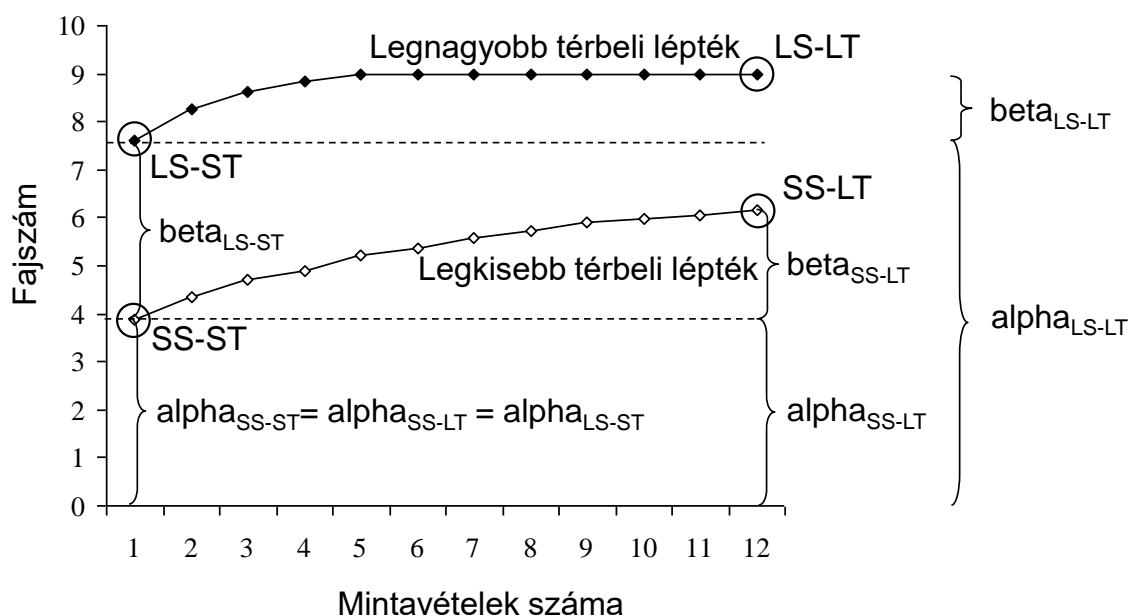
A Bernecei- és a Kemence-patakokban végzett felméréseink szerint a fajkészlet döntő hányada igazolható térben intenzív mintavételt alkalmazva, míg a mintavételi alkalmaknak viszonylag kis szerepe van a fajok detektálhatóságában. Annak ellenére, hogy számos tanulmány foglalkozott már halközösségek szerkezetét leíró változók értékeinek változásával a mintavételi terület növelésének függvényében (pl. Kennard et al., 2006; Sály et al., 2009), kutatásunk az első olyan vizsgálat, amely együttesen értékelte a térbeli és időbeli skálák egymáshoz viszonyított jelentőségét a fajok detektálhatóságára egy vízfolyásban.

A skálázásnak kiemelt szerepe van a biológiai sokféleség feltárásában és értelmezésében. Például a teljes (gamma) sokféleség értéke jelentősen függ a mintavétel terület kiterjedésétől,



de a mintavételi elrendezés (pl. mintavételi egység területe, egységek térbeli kiterjedése) alapvetően befolyásolhatja a lokális (alpha) és az egységek közötti (beta) diverzitás értékeit is (Crist és Veech, 2006; Schmera és Erős, 2008). A sokféleség felosztásának módszerét alkalmazó kutatások rávilágítottak a térbeli (Gering et al., 2003) és az időbeli (Summerville és Crist, 2005) skálák jelentőségére a sokféleség eloszlásának értékelésében. Azonban nem voltak olyan vizsgálatok, amelyek e két skála szerepét együttesen értelmezték volna. A permutációs eljárásunk lehetővé tette, hogy egyidejűleg vizsgálhassuk a diverzitás komponensek értékét bármely tér és időbeli kombinációban, a kutatás térbeli és időbeli kiterjedésének mértékéig.

Kutatásaink rámutattak arra, hogy az alpha, beta és gamma diverzitás komponensek értékét is meghatározza egy térbeli és egy időbeli rész (2. ábra). A fajszám-terület-idő összefüggés tanulmányozásának ezért kiemelt szerepe kellene legyen a diverzitás komponensek értékének meghatározásában, a sokféleség mintázat értelmezésében. Vízfolyásokra vonatkozó kutatásai eredményeink felhívják a figyelmet a térbeli és időbeli skálák jelentőségének együttes figyelembe vételére a biológiai sokféleség feltárásában.



2. ábra. A fajszám felosztása alpha (hidromorfológiai egység szint), beta (egységek közti szint) és gamma (teljes = alpha és beta) komponensekre a legkisebb és a legnagyobb térbeli és/vagy időbeli léptékeknél a Bernecei-patak halfaunájának példáján. SS-ST: legkisebb térbeli és legkisebb időbeli lépték, ahol csak alpha diverzitás számítható. SS-LT: legkisebb térbeli és legnagyobb időbeli lépték, ahol a fajszám a következőképpen számítható:  $\alpha_{SS-LT} + \beta_{SS-LT}$ . LS-ST: Legnagyobb térbeli és legkisebb időbeli lépték, ahol a fajszám a következőképpen számítható:  $\alpha_{LS-ST} + \beta_{LS-ST}$ . Ez az érték a térbeli gamma diverzitásnak feleltethető meg a vizsgált térbeli léptéknél. LS-LT: legnagyobb térbeli és legnagyobb időbeli lépték, ahol a fajszám a következőképpen számítható:  $\alpha_{LS-LT} + \beta_{LS-LT}$  (megj.:  $\alpha_{LS-LT}$  szintén kifejezhető ily módon is:  $\alpha_{LS-ST} + \beta_{LS-LT}$ ).

ST). Ez az érték a vizsgálat tér és időbeli kiterjedésének gamma diverzitása. A diverzitási felosztások e tér és idő skálán belül bármely tér és időegység kombinációra elvégezhetők.

Minél nagyobb térbeli és időbeli skálát ölel fel a monitorozás, annál nagyobb az esélye annak, hogy módszertani különbségek lesznek a felmérések között, elsősorban a mintavevő csapatok összetételében vagy akár az alkalmazott halászgép típusában. Fontos ezért megismerni, hogy az ilyen technikai változások (itt eltérő gyűjtők és halászgépek) milyen mértékben befolyásolják a halközösségek szerkezetéről nyerhető képet. A Marcal folyóban végzett módszertani célú kutatásaink szerint a halállomány „természetes” térbeli és időbeli variabilitása jóval nagyobb mértékű, mint amit a mintavételben rejlő különbségek okoznak. Azonban a közösségszerkezeti változók különbözőképpen voltak érzékenyek a módszertani különbségekre. A legalapvetőbb változókat (fajszám, közösség hasonlóság fajkompozíció és relatív abundancia adatok) statisztikailag nem szignifikáns mértékben befolyásolták a tesztelt módszertani különbségek, míg specifikusabb és kevésbé használt közösségszerkezeti változók (abundancia alapú CPUE és testhosszeloszlás) érzékenyebbnek bizonyultak a módszertani különbségekre (a halászgép teljesítményére és a gyűjtő személyére). Nagy léptékű monitorozási adatok (pl. országos léptékű monitorozás) értékelésekor célszerű ezért a mintavételi különbségekre érzékeny változókat kihagyni az értékelésből vagy legalábbis figyelembe kell venni a módszertani különbségek hatását az eredményekre.

A fajok kimutathatósága jelentősen különbözött nappal és éjszaka a Duna parti zónájában. Éjjel ugyanakkora mintavételi erőfeszítéssel több halfajt lehetett kimutatni, mint nappal. Éjszaka a halállomány eloszlása is homogénebb volt a természetes és mesterséges élőhelyek között, mint nappal. Nappal a kövezéses élőhelyeken egységnyi mintavételi ráfordításra több halfajt lehetett kimutatni, míg éjjel nem tapasztaltunk különbséget a természetes és mesterséges partszakaszok halállományának fajgazdagságában. A halállomány szerkezetében és elsősorban a fajgazdagságban tapasztalható napszakos különbségek számos tényezőnek betudhatók. Számos faj mutat éjszakai aktivitást és húzódik a parti zóna sekély területeire éjszaka (Copp és Jurajda, 1993; Wolter és Freyhof, 2004). Ez a viselkedés előnyös lehet a nappali predátorok (pl. madarak) elkerülése szempontjából (Copp és Jurajda, 1999). Nappal ugyanakkor a felmérést végzőket is könnyebben észlelhetik a halak és menekülnek el a búvóhelyet nem nyújtó élőhelyekről. A természetes kavicsos-homokos partszakaszokon jóval kevesebb búvóhely található, mint a sziklákkal, nagy kövekkel borított mesterséges (kövezéses) partszakaszokon. A búvóhelyek hiánya is az oka lehet annak, hogy a természetes partszakaszokon egységnyi mintavételi ráfordításra kevesebb halfajt tudtunk kimutatni nappal, mint a kövezéses partszakaszokról.

Még éjszakai felméréseket alkalmazva is igen nagy mintavételi ráfordítás szükséges a fajok kimutatásához a Dunában. Véletlenszerűen kiválasztott egy km-es szakasz halászatával átlagosan 18-20 halfajt lehet kimutatni a folyamból és megközelítőleg 5 km-es szakasz csónakos halászata szükséges ahhoz, hogy 30 halfajt lehessen igazolni. Ez után azonban az egyes fajok kimutatása már rendkívül nagy mintavételi erőfeszítést igényel (45 halfaj kimutatásához hozzávetőlegesen 60 km-nyi szakasz halászata szükséges!).

Alapvető különbségeket találtunk a halállomány relatív abundancia adatokon alapuló szerkezetében a természetes és mesterséges partszakaszokon. A kövezéses partszakaszok halállományának trait alapú sokfélesége nagyobb volt a természetes szakaszokénál nappal, mint éjszaka. Éjszaka azonban csupán kisebb különbségek voltak tapasztalhatók a két partszakasz között. Felméréseink tehát igazolják, hogy a mesterséges partszakaszok lokálisan megváltoztatják a halállomány sokféleségét és szerkezetét a Duna parti zónájában.

Összefoglalva, a halállomány mintavétele hatékonyabb éjszaka végzett felmérésekkel a Duna parti zónájában. A gépek teljesítményének nincs jelentős hatása a fajgazdagságra, ha a felméréseket éjszaka végezzük, amikor a halállomány eloszlása is viszonylag homogén, ezért a part típusától függetlenül is hatékonyabban igazolhatjuk a fajok előfordulását. Eredményeink alapján a Duna halállományának monitorozása jelenleg éjszaka történik az országos léptékű (NBmR, Natura 2000, Víz-Keretirányelv) monitorozó programok keretében. Kutatási eredményeink is hozzájárultak ahhoz, hogy nemzetközi ajánlásokban is szorgalmazták az éjszaka végzett mintavételt a halállományok monitorozására nagy folyók parti zónájában (Flotemersch et al., 2011).

### 3.3. HAL METAKÖZÖSSÉGEK SZERVEZŐDÉSE VÍZFOLYÁSOKBAN

Egymást hatékonyan kiegészítő adatelemző módszereket használtunk arra a célra, hogy feltárjuk hal metaközösségek szerkezetét és szerveződésüket meghatározó környezeti tényezők jelentőségét vízfolyásokban. A metaközösségek szerkezetét feltáró elemzés (Leibold és Mikkelsen, 2002; Presley et al., 2010) egy újfajta lehetőséget kínált arra, hogy meghatározhassuk a domináns metaközösség mintázatokat hierarchikusan felépülő vízfolyás típusokban. A teljes vízfolyáshálózat szintjén clementsai struktúrát azonosítottunk az országos léptékű elemzésben, ami a fajok eloszlásában mutatkozó csoportosulásra és niche alapú közösségszerveződés jelentőségére utal hosszú környezeti gradiensek mentén (Heino et al., 2015a, b, c). Az alacsonyabb hierarchikus szinteken kvázi-clementsai struktúra volt domináns, ami kevésbé erős fajeloszlási mintázatra utal, összhangban az egyes vízfolyás típusokban mutatkozó rövidebb környezeti gradienssel (Presley et al., 2010; Erős et al., 2014).

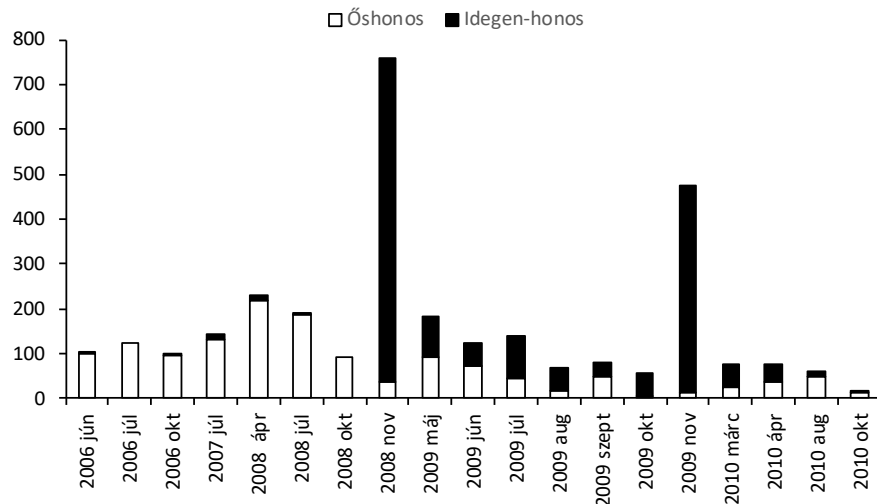
Redundancia elemzés (RDA) segítségével azonosíthatóak voltak azok a környezeti változók, amelyek döntő szerepet játszhatnak a közösségszerkezet kialakításában. Az elemzés egyben igazolta a vízfolyás típusok halközösségeinek elválását a domináns környezeti gradiensek mentén (dombvidéki és síkvidéki vízfolyások és patakok és folyók) és ez által támogatta a clementsai mintázateloszlásra vonatkozó eredményt a vízfolyáshálózat szintjén. A teljes magyarázott variancia hasonló mértékű volt más ökorégiókban mért értékekhez (Göthe et al., 2013; Grönroos et al., 2013; Henriques-Silva et al., 2013; Heino et al., 2015a, b, c). Országos léptékű kutatásaink azt igazolták, hogy a környezeti tényezőknek, azaz a niche alapú közösségszerveződésnek nagyobb szerepe van a halközösségek szerveződésében, patakokban és folyókban egyaránt, mint a vándorlási folyamatoknak (diszperzió limitáltság, tömeghatás, neutrális hatások).

A hal metaközösség szerkezete időben viszonylag állandónak mutatkozott időben a Balaton vízgyűjtő patakjaiban. Kvázi-clementsai szerkezet volt a domináns mintázat 8 alkalommal, míg Gleasoni eloszlást egyetlen alkalommal tapasztaltunk. A Balaton vízgyűjtőjén, azaz egy kisebb térbeli skálán észlelt eredményeink megerősítik az országos léptékben végzett felméréseink eredményét, amely szintén azt mutatta, hogy kisvízfolyások domináns metaközösség mintázata a kvázi-clementsai szerkezet. A halállomány összetételével korreláló legfontosabb abiotikus változók a mintavételi hely tengerszint feletti magassága, a tavak területe és a víz oxigéntartalma voltak. A vízfolyásokon létesített ún völgyzárógátas halastavak leginkább a síkvidéki területeken találhatóak (Sály et al., 2011; Erős et al., 2012), míg a tengerszint feletti magasság és az oxigéntartalom változása a dombvidéki-síkvidéki élőhelyi gradiens jelentőségét mutatja a halközösségek szerveződésében. A kvázi-metaközösség szerkezetet kialakító legfontosabb környezeti gradiens tehát táji léptékben érvényesült és a dombvidéki és síkvidéki kisvízfolyások közötti élőhelyi különbségekkel volt leginkább indokolható.

A halállomány funkcionális összetételének tér és időbeli változásainak jellemzésére használt ordinációs elemzések megerősítették a metaközösség taxonómiai szerkezetének jellemzésére alkalmazott módszerekkel nyert eredményeket. A parciális triád elemzés feltárta, hogy a közösség funkcionális összetétele viszonylag állandó volt a mintavételi helyek közötti összehasonlításban. A patakok halállományában az ekvilibrium-opportunista életmenet stratégiájú, omnivór, vízközt élő halfajok voltak dominánsak. Ez a funkcionális stratégia a síkvidéki kis és közepes méretű mérsékelt övi vízfolyások halainak jellegzetessége az északi féltekén (Matthews, 1998; Heino et al., 2013). Az ekvilibrium-opportunista életmenet és az omnivór táplálkozásmód (növényi és állati eredetű táplálék fogyasztása) előnyös lehet a

módosított síkvidéki vízfolyásokban, ahol az abiotikus (hidrológiai viszonyok) és biotikus élőhelyi feltételek (pl. a különböző táplálékforrások elérhetősége) nagymértékű évszakos és éves változásokat mutathatnak (Winemiller és Rose, 1992; Erős, 2005; Olden et al., 2006b, Pusey et al., 2010). A kisvízfolyások halközösségei tehát olyan funkcionális változásokat mutattak a viszonylag kis mértékű élőhelyi gradiens mentén is (kis változások a tengerszint feletti magasságban, szélességben stb.), amely nagyban egyezik a nagy folyók hosszanti szelvénye mentén tapasztalt funkcionális változásokkal (Goldstein és Meador, 2004; Erős, 2005, 2007; Heino et al., 2013).

A változatos funkcióval jellemezhető idegen-honos halfajok a leginkább síkvidéki vízfolyásokban fordultak elő és nagyban hozzájárultak a mintavételi helyek közötti különbségekhez a halállomány összetételében. A (halas)tavak területe a mintavételi szakasz felett volt a legfontosabb élőhelyi változó, ami szignifikánsan pozitív korrelációt mutatott az idegen-honos fajok relatív abundanciájával hétből kilenc alkalommal és a kompromisszum táblán nyugvó elemzéseknél is. Az eredmények tehát megerősítették a más biogeográfiai régiókból származó korábbi szakirodalmi adatokat, hogy a vízfolyásokon létesített víztározók, halastavak és egyéb funkciójú állóvizek jelentős propagulumforrásai az idegen-honos fajoknak vízfolyásokban (Moyle és Marchetti, 2006; Johnson et al., 2008). A mintavételi szakasz szélességének időbeli variabilitása és az urban (emberlakta) területek aránya szintén meghatározója volt az idegen-honos fajok relatív mennyiségi viszonyainak. A halastavak az urban területek közelében helyezkednek el, így nem meglepő, hogy e tájhasználati változó összefüggésbe hozható az idegen-honos fajok mennyiségével. A mintavételi szakasz szélességének időbeli variabilitása pedig a tavak vízháztartásának szabályozása miatt változhat jelentős mértékben. A tározók a nyári aszályos periódusban vizet tartanak vissza, esőzések idején pedig sokszor elengedik a vizet a zsilipeken, hogy megakadályozzák a gátak átszakadását és hogy viszonylag állandó vizet tarthassanak meg a tározókban. Ez jelentős mértékű vízsztint és vízhozam variabilitást eredményez az alvizen (a tározó alatti szakaszon), amit a víz szélességének variabilitása is jól indikál. A tavakból kiszabaduló leggyakoribb fajok a kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*), a naphal (*Lepomis gibbosus*), az ezüstkárász (*Carassius gibelio*), és a fekete törpeharcsa (*Ameiurus melas*). Kutatásaink feltárták, hogy a tavak és az alattuk elhelyezkedő vízfolyásszakaszok sok esetben forrás-nyelő (source-sink) élőhelyeknek számítanak az inváziós fajok dinamikája szempontjából (3. ábra).



3. ábra. Példa forrás-nyelő dinamikára vízfolyások halegyütteseinél: az őshonos és az idegen-honos fajok egyedszámának (ind/150 m) változása 2006 és 2010 között a Marótvölgyi vízfolyásban, Kisvidnél. A halastavakból tömegesen kiszabaduló idegen-honos inváziós fajok egyedszáma idővel lecseng, állományaik utánpótlását döntően a halastavak biztosítják.

A kolonizációs folyamatoknak kiemelt jelentősége van a vízfolyások halközösségeinek szerveződésében (Taylor és Warren, 2001; Peres-Neto és Cummins, 2010; Hitt és Roberts, 2012; Czeglédi et al., 2016). Eredményeink, miszerint a környezeti és térbeli tényezők (diszperzió limitáltság) együttesen határozzák meg a hal metaközösség szerveződését rávilágítanak a metaközösség ökológia alkalmazott vonatkozásaira. A környezetminősítésben alkalmazott predikciós modellek válogatott abiotikus változók alapján prediktálják az élőlényközösségek összetételét. A diszperzió limitáltság hatékonyabb figyelembe vételével azonban minden bizonnyal megbízhatóbb minősítési eljárások lennének kifejleszthetők. A diszperzió limitáltság felhívja a figyelmet a halak vándorlását esetlegesen akadályozó barrierek jelenlétére is. A környezeti és térbeli tényezők jelentőségének időbeli variabilitása jelzi emellett az egy alkalmon alapuló felmérések korlátozottságát az élőlényközösségek szerkezetét prediktáló modellek létrehozásakor. Hatékonyabb (nagyobb varianciát adó) modellek kifejlesztése azonban nem egyszerű feladat, az élőlényközösségek természetes variabilitása miatt sem.

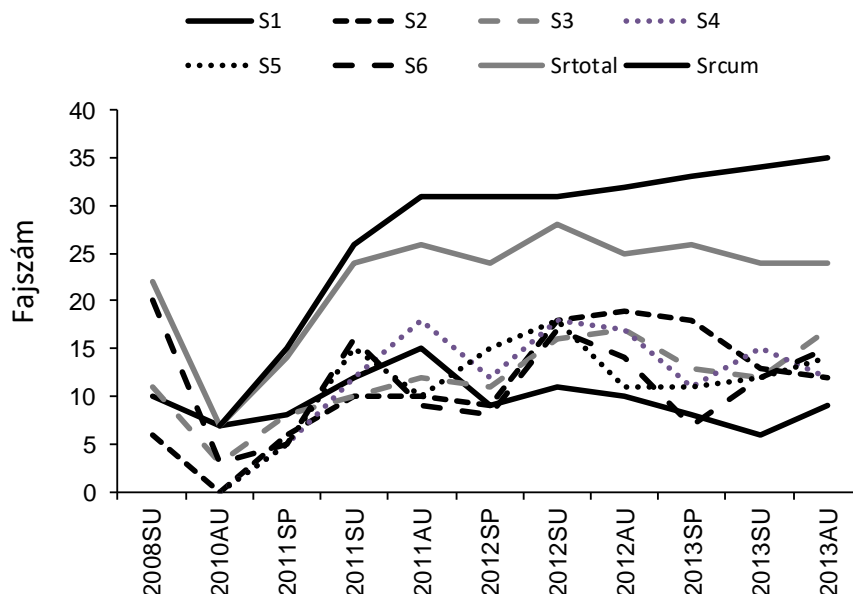
Kutatásaink során elsőként adtunk hírt a térbeli hatások jelentőségéről halközösségek funkcionális szerveződésében. E funkcionális változások nem csupán a vízfolyások hosszanti szelvénye mentén érvényesülnek, hanem, az RDA elemzések szerint, több térbeli skálát is felöleltek. A vízfolyásökológiai kutatások egyik nagy kihívása éppen annak feltárása lehet, hogy miként határozza meg a halközösségek funkcionális metaközösség dinamikája a metaökoszisztéma szintű folyamatokat a vízgyűjtők szintjén (Erős és Grant, 2015).

### 3.4. HALAK REKOLONIZÁCIÓS DINAMIKÁJA KÉMIAI SZENNYEZÉST KÖVETŐEN

Egy tragikus ipari katasztrófa során 2010. október 4.-én átszakadt a MAL Magyar Alumínium Termelő és Kereskedelmi Zrt tulajdonában levő Ajkai Timfödgyár Kolontár és Ajka között létesített vörösiszap tározójának gátja. A kiömlő, nagyon erősen lúgos (pH~13) kémhatású ~ egymillió köbméternyi vörösiszap elöntötte a környező települések mélyebben fekvő részeit és a környéki területeket, mintegy 40 négyzetkilométernyi területen; felbecsülhetetlen károkat okozva a térségben. A zagy a Torna-patakon lezúdulva kipusztította a patak és szinte teljes mértékben a Marcal folyó Torna-patak torkolata alatti élővilágát (Vass et al. 2013). A Marcal halállományának visszatelepülésére vonatkozó eredményeink ezért az egyik legnagyobb mértékű és léptékű kémiai szennyezés hatásainak megértéséhez szolgáltatottak információt.

A Marcal halállománya határozott szukcesszionális változásokat mutatott a felmérés első évében, azonban a felmérés elkövetkező két évében a közösség összetétel már inkább jelentős mértékű variabilitással volt jellemezhető. A fajgazdagság egy éven belül elérte a szennyezés előtti állapotra jellemző értéket (4. ábra). A variabilitás mértékét a mintavételi helyek és évszakok között a relatív abundanciában megfigyelhető változások határozták meg, mert a fajszám lényegében alig változott a felmérés második és harmadik évében. A közepes méretű Marcal folyóra (70 km-es folyószakasz) vonatkozó eredményeink ezért megerősítik azokat a kisebb léptékű vizsgálatokat, amelyek gyors rekolonizációról, majd az azt követő igen variabilis halközösség dinamikáról számolnak be vízfolyásokban (Peterson és Bayley, 1993; Albanese et al., 2009).

A dendritikus folyóvízhálózat topológiai szerkezete alapvetően meghatározhatja a szennyezett szakaszok kolonizációját (Labonne et al., 2008; Erős et al., 2012). A Marcal érintetlen felső szakasza és jobb oldali befolyóinak egyenletes elhelyezkedése a folyó teljes hosszán lehetővé tette, hogy a folyó benépesülése számos ponton, egy időben történhessen meg. Emellett azonban a Marcalt befogadó Rába felől is megkezdődött a halállomány természetes visszatelepülése. Ezt igazolja, hogy a befolyókban nem élő, de a Rábában viszonylag gyakori fajok állományai is megtalálhatók voltak a Marcalban a szennyezést követően (Pl. márna *Barbus barbus*, jász *Leuciscus idus*, szilvaorrú keszeg *Vimba vimba*).



4. ábra. A fajok számának változása a Marcal folyóban a katasztrofális mértékű vörös-iszap szennyezés (2010. október 4.) előtt és után. S1-S6: mintavételi helyszínek. Srtotal: az adott alkalommal összesen kimutatott fajok száma. Srcum: a mintavételi alkalmak fokozódásával a folyóból igazolt fajok száma (kumulatív fajszám). Az S1 mintavételi helyet nem érintette a szennyezés. SU: nyár, AU: ősz, SP: tavasz.

A fajok előfordulási gyakorisága a vízgyűjtőn és relatív abundancia viszonyai voltak a leginkább meghatározó tényezői az újonnan kialakuló halközösségnek (~50%), míg a funkcionális jellemzők szerepe kisebb mértékű volt (<15%). Az elfoglalt élőhely foltok száma alapvetően meghatározhatja az új élőhelyek sikeres kolonizációját metapopulációknál (Gotelli és Taylor, 1999), míg a leginkább tömeges fajok nagy egyedszámmal járulhatnak hozzá a sikeres kolonizációhoz (Albanese et al., 2009). Az idegen-honos inváziós fajok nem szaporodtak el tömegesen, pedig számos erősen inváziós és trait jellemvonásaik alapján sikeresnek tekinthető faj fordul elő a vízgyűjtő patakjaiban (kínai razbóra, ezüstkárász, törpeharcsa). Ezért a halállomány szukcesszionális dinamikája a Marcalban nem igazolta az invázióbiológia gyakran emlegetett tételét, miszerint az inváziós fajok nagyarányú előretörése figyelhető meg a nagy mértékben zavart élőhelyeken (Hobbs és Huenekke, 1992).

A funkcionális traiteken alapuló elemzések igen hasznosnak bizonyultak az emberi hatások igazolására vízfolyásokban (Olden et al., 2006b; Doledec et al., 2011), de szerepük a nagy léptékű kolonizációs folyamatokban kevésbé ismert (Mackay et al., 1992). A regressziós fa modellek alapján a trait változóknak jóval kisebb jelentősége volt a folyó kezdeti benépesülésében, mint a fajok gyakoriságának (előfordulás, relatív abundancia). Ennek oka minden bizonnyal a rendkívül gyors mértékű kolonizációban keresendő. Még a trait jellemvonásaik alapján látszólag lassú kolonizációs képességekkel rendelkező fajok is igen



hamar benépesítették a folyót. Például a szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*), egy kis testmretű (max. 5-7 cm), kevésbé vándorló halfaj, a vízgyűjtő patakjaiban a második legdominánsabb faj volt. E faj már a szennyezést követő első tavaszon (2011 tavasza) tömeges előfordulása volt a Marcalban, mivel ivadéka tömegével sodródhatott le a folyó felső szakaszáról és a befolyókból az őszi és tavaszi áradások idején. Ezért már a szennyezést követő első évben is egy viszonylag gazdag trait struktúrájú halállomány népesítette be a folyót és ez után már csak kisebb változások történtek a domináns fajok relatív abundancia viszonyaiban. Jó példa azonban a trait alapú változók jelentőségére a ragadozó csuka (*Esox lucius*) növekvő dominanciája a mintákban. A csuka tartós megtelepedéséhez lényeges a megfelelő mennyiségű préda populáció jelenléte a folyóban. A csuka számára ideális táplálékforrást jelentő ökle és bodorka (*Rutilus rutilus*) gyors megtelepedése azonban lehetővé tette egy hamar megtelepedő és növekedésnek induló csuka populáció jelenlétét a folyóban.

Eredményeink egy folyó nagy léptékű és súlyos kémiai szennyezést követő benépesüléséről felhívják a figyelmet a topológiai szerkezet és a vízfolyások átjárhatóságának jelentőségére a gyors kolonizációban és például szolgálnak arra, hogy a nagy léptékű zavarások, (itt súlyos kémiai szennyezés) segíthetik a társulások szerveződésének megértését, különös tekintettel a taxonómiai és trait alapú közösségszerveződésre.

### 3.5. GRÁFOK ALKALMAZÁSA VÍZFOLYÁSHÁLÓZATOK KONNEKTIVITÁSÁNAK JELLEMZÉSÉRE

Két eltérő komplexitású gráf modellt alapul véve bemutattuk, hogy milyen egyszerű feltárni a vízfolyáshálózat térbeli szerkezetét és megtalálni azokat a kulcsfontosságú szegmenseket (pontokat), amelyek kiemelt szereppel bírnak a strukturális és potenciális funkcionális konnektivitás fenntartásában. Az utóbbi években több olyan közlemény is napvilágot látott, amelyek a térbeli szerkezet hatását vizsgálják a populációs szintű demográfiai folyamatokra vízfolyásokban (Fagan, 2002; Schick és Lindley, 2007; Labonne et al., 2008). Kutatásaink kiegészítik ezeket a tudományos eredményeket és felhívják a figyelmet a hálózatelemzési eljárások rendkívül praktikus alkalmazhatóságára a vízfolyásrendszerek modellezésében és hatékonyabb természetvédelmi célok megvalósításában.

Az első elemzésben rávilágítottunk, hogy miként használhatók alapvető hálózatelemzési indexek, mint pl. a köztességi centralitás index, a konnektivitás fenntartásában kulcsfontosságú szegmensek megkeresésére. Elemzéseink rámutatnak a hálózatelemzési eljárások alkalmazására nagyon nagy folyók, folyamok vízhálózatának konnektivitás elemzésében.

Amikor pl. a szegmensek (pontok) száma több száz vagy akár több ezer, nem könnyű kiválasztani, indexek és elemzések nélkül, a konnektivitásban kiemelt szereppel bíró szegmenseket pl. az azonos és a közel azonos térbeli pozíciójú (rendűségű) szegmensekből. A gráf alapú elemzések azonban megkönnyíthetik a választást. Segíthetik pl meghatározni, hogy azonos vagy közel azonos rendűségű vízfolyások közül hol jár a legkisebb hátránnyal tározók létesítése, figyelve a konnektivitás fenntartására és a természetvédelmileg értékes területek megőrzésére. A vízhálózatok fragmentálódását okozó völgyzárógátas víztározók emellett nagyban elősegíthetik az idegen-honos inváziós fajok terjedését is (Johnson et al., 2008). A klíma változása szükségszerűvé teszi újabb és újabb víztározók létesítését (Rahel és Olden, 2008). Létesítésüknél fontos természetvédelmi szempont lehet, hogy ezek a tározók olyan vízfolyásokon létesüljenek, ahol a legkisebb kárt okozzák a vízfolyáshálózat fragmentálódása és az inváziós fajok terjedése szempontjából. A vízfolyáshálózatok térbeli szerkezetének elemzése és az egyes szegmensek előzetes kiválasztása különösen hasznos lehet olyan nagy vízgyűjtőkön (pl. trópusi nagy folyók) ahol a folyó és annak élővilága alig ismert, de a vízfolyáshálózat gráfja könnyen megrajzolható pl. légi felvételek alapján (Birkett et al., 2002).

A második elemzésben részletesebb modellt alkalmaztunk, ami lehetővé tette, hogy rangsoroljuk a szegmenseket a természetvédelmi értékük és a konnektivitás fenntartásában betöltött jelentőségük szerint. Számszerűsítettük a kapcsolatokat a halfauna természetvédelmi értéke és olyan hálózatelemzési indexek értéke között, amelyek figyelembe vették az élőhely méretét és konnektivitásban betöltött jelentőségét is. A kisebb különbségek az élőhelyek (szegmensek) rangsorában igazolják, hogy a konnektivitás figyelembe vétele egy újabb szempont lehet a szegmensek természetvédelmi értékének meghatározásában.

Az élőhelyek közötti konnektivitás fenntartása kritikus fontosságú a halpopulációk és a természetes halközösségek hosszú távú fennmaradásához (Taylor et al., 2008; Morita et al., 2009; Arthington et al., 2010). Azok a természetvédelmi tervek, amelyek nem helyeznek hangsúlyt az élőhelyek közötti konnektivitás fenntartására és kizárólag a jelenlegi természetvédelmi érték alapján értékelnek, hosszú távon tévesek lehetnek, különösen a halak csoportra. A természetvédelmi beavatkozásokra fordítható költségek azonban korlátozottak, ezért célszerű optimalizálni a helyek kiválasztását. Mindkét elemzésünk szerint a vízfolyáshálózat alsó szegmensei a legértékesebbek a konnektivitás fenntartásában, ami nem is meglepő a dendritikus szerkezetből adódóan. Azonban nyilvánvaló, hogy ezeket a szegmenseket nem könnyű védeni és sokszor módosítottabbak, mint a hálózat felső szakaszán lévő szegmensek (nagyobb mértékű urbanizáció, szennyezések esélye nagyobb, mezőgazdasági tájhasználat stb.). A hálózatelemzésen alapuló modellezés segített abban, hogy könnyen

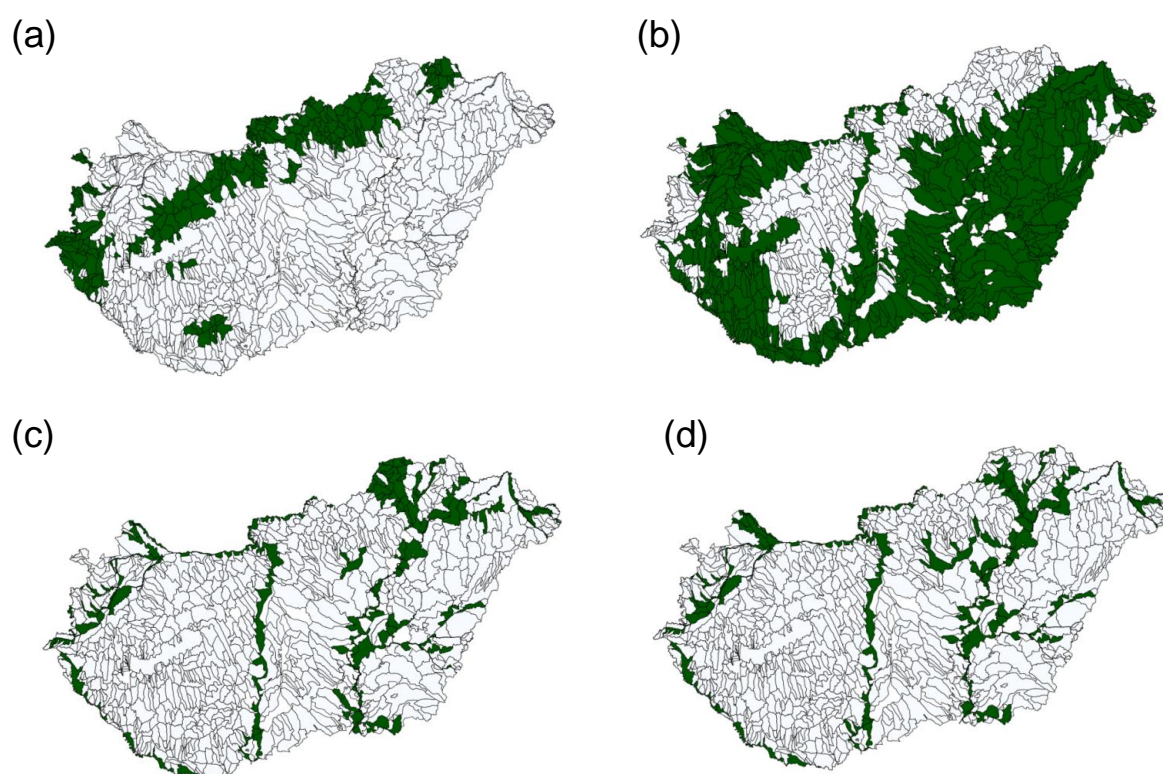
áttekintsük a vízfolyáshálózat szerkezetét, amelyből könnyen kiválaszthatók és rangsorolhatók sokféle szempont szerint a leginkább értékes élőhelyek. A Zagyva vízgyűjtőjére vonatkozó esettanulmányunkban pl. segített megtalálni, hogy melyek azok a közepes pozíciójú szegmensek, amelyek leginkább érdemesek a védelemre és amelyeket talán könnyebb is megvédeni, mint a vízfolyáshálózat legalsó szegmenseit.

A vízfolyás-ökológusok hosszú időn keresztül a rendkívül nagy hatású folyóvízi folytonossági elmélet (river continuum concept Vannote et al., 1980) szellemében végezték kutatásaikat. Az utóbbi években azonban egyre nagyobb hangsúly esik a vízfolyáshálózat topológiai jellemvonásainak feltárására, a különböző hidrológiai és geomorfológiai tulajdonságú élőhelyek hálózat jelentőségének megismerésére az élőlényközösségek (lokális) szerveződésében (e.g. Benda et al., 2004a, b; Grant et al., 2007; Clarke et al., 2008). E szemléletet is támogatandó hangsúlyozzuk, hogy a gráf alapú hálózatelemzés nagyban hozzájárulhat ahhoz, hogy jobban megértsük a vízfolyáshálózatok szerkezetét és hatásukat a populációk és közösségek szerveződésére (Erős et al., 2012; Erős és Grant, 2015). A konnektivitási kapcsolatok, a topológiai szerkezet, a lokális élőhely-szerkezethez hasonlóan fontos lehet a vízi élőlényközösségek szerveződésében (Erős és Grant, 2015; Czeglédi et al., 2016). Azok a vízfolyásszegmensek, amelyek diverzebb konnektivitási kapcsolatokkal rendelkeznek értékesebbek lehetnek természetvédelmi szempontból, mint a kevésbé változatos kapcsolatokkal rendelkezők és meglehet nagyobb figyelmet érdemelnek. A gráf terminológiában ezeket a pontokat csomópontoknak (hub) hívják (pl. Minor és Urban, 2008). Vízfolyáshálózatokban e leginkább fontos pontok a hálózat alsó szegmensei lehetnek a dendritikus szerkezetből eredően. Ennek ellenére a vízfolyáshálózatok topológiai szerkezete rendkívül nagy mértékben változhat (mint ahogy pl. az egyes fák koronái és ágai között is nagy különbségek lehetnek) és ezek számszerűsítésében és összehasonlításában nagy segítséget nyújthatnak a hálózatelemzési indexek.

Összefoglalva, a javasolt hálózatelemzési eljárás egy újfajta modellezési keretet ad a vízfolyáshálózat és bármely szegmense strukturális és funkcionális konnektivitásának jellemzésére; ami akár új kutatási irányvonalat jelenhet a vízfolyásökológiában. A témáról született cikkeink megjelenése óta (Erős et al., 2011; 2012) eltelt idő igazolja ezt az állítást, mert igen sokan alkalmazták már a javasolt keretrendszer alap és alkalmazott kutatásokban egyaránt. Portugáliában pl. ezen gráf alapú modellezési eljárást alkalmazva tettek javaslatot a vízfolyásokon található gátak elbontására (Branco et al, 2014).

### 3.6. TERMÉSZETVÉDELMI TERÜLETHÁLÓZAT TERVEZÉS

Országos léptékű adatbázisunk alapján 42 halfaj részvízgyűjtő szintű előfordulását prediktáltuk modellezési eljárás segítségével (5. ábra). Az adatokat alapul véve, a szisztematikus természetvédelmi területhálózat tervezés módszertani keretrendszerét alkalmazva javaslatot tettünk a halfauna sokféleségének vízgyűjtő szintű védelmére a Kárpát-medencében. Eredményeink rávilágítanak a kényszer (trade-off) helyzetre a természetvédelmi területek kijelölésének megvalósíthatósága és annak költsége között.



5. ábra. Példák halfajok prediktált elterjedésére a magyarországi részvízgyűjtő egységekben. (a) fűrészes cselle (*Phoxinus phoxinus*), (b) vörösszárnú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*), (c) köfűró v törpe csík (*Sabanejewia spp.*), (d) magyar bucó (*Zingel zingel*).

A teljes mértékben Magyarországhoz tartozó édesvízi területek kijelölésének területi igénye nagyobb volt, összevetve azzal a scénárióval, amikor a szomszédos országokkal határos nagy folyókat is bevontuk a javasolt területhálózatba. A nagyobb területi igény (költség) ellenére jelenlegi halfaunánk viszonylag hatékonyan védhető lehet a kizárólag Magyarországhoz tartozó vízfolyások védelmével. Ha kizárólag a Magyarországhoz tartozó vízfolyások védelmét tartjuk szem előtt, elkerülhetők a komplex és megjósolhatatlan kimenetű

tárgyalások más országokkal. Ennek mérlegelése különösen fontos a Duna vízgyűjtőjén ahol számos kis ország „osztozik” a Dunán és annak nagyobb mellékfolyóin, olyan országok, melyek természetvédelmi céljai és költségvetése igen különböző. Kutatásaink ugyanakkor rávilágítottak arra, hogy néhány szomszédos országgal való természetvédelmi célú együttműködés nagy mértékben javíthatja a vízfolyások biológiai sokféleségének megőrzését.

A vízgyűjtő vagy a szegmens léptékű kapcsolatok figyelembe vételére csak nemrégiben helyeződött hangsúly az édesvízi konzervációs területek kijelölésének tervezésénél (Moilanen et al., 2008; Hermoso et al., 2011). Eredményeink igazolják a konnektivitási kapcsolatok figyelembe vételének szükségességét a természetvédelmi tervezésben, amelynek segítségével egybefüggőbb (kevésbé fragmentált) területek jelölhetők ki. Annak ellenére, hogy a kiválasztott területek az ország számos pontjáról származtak a legtöbb kijelölt terület eléggé egybefüggő és kellően nagy ahhoz, hogy biztosan fenntarthassa a legtöbb halpopulációt. Ugyanakkor az egymástól viszonylag távoli területek természetvédelmi célú fenntartása biztosíthatja a populációk közötti genetikai sokféleség fenntartását is. Emellett a legtöbb kijelölt terület valamely nemzeti park közelében található, amelyek területi bővítése, feltehetően viszonylag kis költséggel, de nagy haszonnal járhat az édesvízi sokféleség fenntartása szempontjából.

A nagy folyórendszerek hatékony védelme a természetvédelem egyik legnagyobb kihívása (Saunders et al., 2002; Abell et al., 2007). Ez a feladat különösen nehéz a nemzetközi folyók esetében, melyek védelme csakis határon átnyúló kooperációval lehetséges. Annak ellenére, hogy a kisebb szegmensek törvényi védelem alá helyezhetők az egyes országokban, ezek a szegmensek ki vannak téve az országon túlról érkező közvetlen vagy közvetett felvízi vagy alvízi zavaró hatásoknak (Nel et al., 2007; 2009). A legtipikusabb példáit az országon túlról érkező zavaró hatásoknak a kémiai szennyezések jelentik. Magyarországon az utóbbi évtizedek legmeggrázóbb ilyen példája a Tisza és a Szamos folyók cianid szennyezése volt az ezredforduló kezdetén (Lucas, 2001; Harper, 2005; Cunningham, 2005; Antal et al., 2013). Emellett a nagy folyók, folyamok főágán számos emberi hatás korlátozza a hatékony védelmet (mint, pl. a hajózás és főképpen korábban a nagyon intenzív halászat). Eredményeink szerint nagyobb terület megőrzésére van szükség abban az esetben, ha az igazán fajgazdag nagy folyók, folyamok (azaz a Tisza és a Duna) szegmenseit nem vonjuk be a védett hálózatba. E szegmensek kizárásával azonban vélhetően hatékonyabb védelem érhető el a kisebb vízfolyásokon és ezek a vizek kevésbé is vannak kitéve határon túlról érkező hatásoknak (Pracheil et al. 2013). Vízfolyásaink védetté nyilvánításakor a legnagyobb prioritást ezért a közepes méretű folyók és mellékvizeik védelmének célszerű szentelni és a lehetőségekhez mérten további erőfeszítéseket kell tenni az ezeket összekötő nagy folyók ökológiai

potenciáljának fenntartása érdekében. (Természetesen nagy szükség lenne nagyon nagy folyóink és a Duna folyam hatékony védelmére. Azonban [ha a realitásokat nézzük] a nagy folyók, folyamok szükséges, de bonyolultan kivitelezhető és sokkal költségesebb, országokon átnyúló védelme eredményt csak hosszabb időtávon belül érhet el, ezért is kell szorgalmazni egyes közepes méretű folyók és mellékvizeik védelmének megoldását.)

A Duna és a Tisza szegmenseinek kizárásával a potenciálisan kijelölhető természetvédelmi területek néhány dombvidéki és síkvidéki folyó és mellékvízfolyásaik váltak. A 4. scenárió pl. szinte teljes mértékben szükségtelenné teszi a határvízi országokkal történő kooperációt. Ennek ellenére a 3. scenárió (azaz amikor egy-két határvízi dombvidéki folyót is teljes mértékben védelem alá helyeznek) lehet a leginkább gyümölcsöző megoldás a Kárpát-medence halfaunájának védelme érdekében. A dombvidéki folyók halfaunájának sokfélesége az egyik legnagyobb (Erős, 2007). A dombvidéki Dráva és Ipoly folyók a dunai endemikus halfajok populációinak jelentős részét tartalmazzák (pl. homoki küllő *Romanogobio kessleri*, kőfűró csík *Sabanejewia aurata*, német bucó *Zingel streber*, magyar bucó *Zingel zingel*). Emellett olyan védett fajok stabil populációját is (felpillantó küllő *Gobio uranoscopus*, botos kölönte *Cottus gobio*) melyek nagyon ritkák Magyarországon (Harka és Sallai 2004) és amelyeket ki is kellett hagynunk ritkaságuk miatt a modellezési eljárásból. Magyarországnak ezért jelentős erőforrásokat kellene fordítani a Szlovákiával és Horvátországgal történő, kifejezetten az Ipoly és a Dráva folyók védelmét megcélzó természetvédelmi együttműködésekre. Az országhatárokon átnyúló természetvédelmi célú együttműködésnek különösen a sok kis országból álló Közép- és Kelet-Európában van jelentősége. Ez a fajta együttműködés biztosíthatja kulcsfontosságú ökológiai folyamatok fenntartását (pl. vándorlás, vízgyűjtő szintű hatások), ami nélkülözhetetlen az édesvizek és különösen a vízfolyásrendszerek biológiai sokféleségének hosszú távú megőrzéséhez (Abell et al., 2007; Januchowski-Hartley et al., 2013).

Összefoglalásul, a természetvédelmi célok hierarchikus, több szempontot is figyelembe vevő elemzése, területtervezési scenáriók készítése különösen hasznos lehet a döntéshozók és természetvédelmi szakemberek számára. Dolgozatunkban egy módszert mutattunk arra, hogy miként lehet hatékonyan figyelembe venni a vízfolyások (vízgyűjtő szegmensek) összeköttetési kapcsolatait a szisztematikus természetvédelmi területhálózat tervezés módszerével, halfaunánk védelme érdekében. Eredményeink szerint a halfauna döntő hányadának védelme hatékonyan, viszonylag kis területen megvalósítható az országon belül folyó vízfolyások szigorú védelmével. A biztosabb és még hatékonyabb védelem érdekében fontos lenne azonban egy-két határvízi folyónk (Dráva, Ipoly) teljes védelmét is elérni. Még ebben az esetben is az

ország területének viszonylag kis hányadát (<20%) kellene védelem alá helyezni. E területek igen közel találhatók nemzeti parkjainkhoz, így a szárazföldi és vízi értékeket hatékonyabban figyelembe vevő területhálózat módosítás viszonylag kis költséggel lenne kivitelezhető.

#### 4. A dolgozat új eredményeinek összefoglalása

Az édesvízi élőhelyek fogyatkozása, fragmentációja, állapotuk romlása és ezzel együttjáróan biológiai sokféleségük csökkenése felhívja a figyelmet az ökológiai kutatások fontosságára a gyakorlati (környezet és természetvédelmi) célú kezelések tudományos alapozásához. Értekezésemben a vízfolyások halközösségeinek sokféleségét, a halállomány reprezentatív mintavételének módszertani kérdéseit és szerveződésének és védelmének egyes aspektusait értékeltem a Pannon biogeográfiai régióban. Kutatási eredményeim az alábbiak szerint összegezhetők.

- Számszerűsítettük vízfolyástípusok halközösségeinek sokféleségét és meghatároztuk az egyes típusok hozzájárulását a Pannon biogeográfiai régió halfaunájának sokféleségéhez. Kimutattuk, hogy a típusok között jelentős különbségek találhatók a halközösségek sokféleségében, amely mintázatot befolyásolja az idegen-honos halfajok típusok közötti eloszlása is. Az eredmények igazolták, hogy a típusok megkülönböztetése felhasználható a halállomány sokféleségének durva léptékű térbeli eloszlásának jellemzésére. Vízfolyástípusok sokféleségének figyelembe vétele ezért segítheti területek természetvédelmi célú értékelését és kijelölését olyan régiókban, ahol nem áll rendelkezésre megfelelő adat a halfauna sokféleségének részletes jellemzésére.
- Módszertani vizsgálatok keretében igazoltuk, hogy a halállomány reprezentatív mintavétele függ a mintavétel számos aspektusától. Számszerűsítettük, hogy a mintavételi terület növelése és a mintavételi alkalmak száma miként határozza meg a fajok kimutathatóságát kisvízfolyásokban. Szimulációs elemzések során értékeltük az egyes tér és időbeli skálakombinációk jelentőségét a sokféleség feltárásában és rámutattunk a diverzitási komponensek (alpha, beta, gamma) meghatározásának tér és időbeli skálafüggőségére. Kimutattuk, hogy a halközösség szerkezetéről nyerhető kép nem befolyásolja jelentős mértékben a (monitorozásban már jártas) mintavevők személye és a hazai vízfolyások monitorozásánál alkalmazott elektromos halászgépek típusa. Igazoltuk a napszakok közötti különbséget a mintavétel hatékonyságában a Duna parti

zónájának monitorozásánál. Kutatási eredményeink hozzájárultak ahhoz, hogy nemzetközi ajánlásokban szorgalmazták az éjszaka végzett mintavételt a halállományok monitorozására nagy folyókban; a Duna halállományának monitorozása pedig éjszaka történik a hazai országos léptékű monitorozó programokban.

- A halközösségek szerveződésére vonatkozó eredményeink igazolták, hogy a niche alapú közösségszerveződésnek nagyobb szerepe van a közösségszerveződésben, mint a vándorlási folyamatoknak (diszperzió limitáltság, tömeghatás, neutrális hatások). A metaközösségek szerkezete elsősorban clemensti és kvázi-clemensti szerkezettel volt jellemezhető, ami alátámasztja egyes fajok viszonylag azonos mértékű válaszütemét a környezeti gradiensekre és a halközösségek vízfolyástípusok szerinti elkülönülését.
- Igazoltuk, hogy egy havaria jellegű környezeti katasztrófát elszenvedett folyó halállománya viszonylag gyorsan regenerálódik amennyiben van lehetőség a halak rekolonizációjára a környező forrásterületekről. Kimutattuk, hogy a vízgyűjtőn előforduló halfajok előfordulási gyakorisága és mennyisége volt a legfontosabb tényező a kolonizációs dinamikában, míg a fajok funkcionális jellemzőinek kisebb jelentősége volt. Igazoltuk tehát, hogy a halközösségek összetételét a környezeti feltételek és a környező élőhelyek halállományának összetétele határozza meg elsősorban, míg a sztochasztikus folyamatoknak és az inváziós fajok elburjánzásának kisebb jelentősége van a közösségszerveződésben.
- Gráf alapú modellek bevezetésével módszertani keretet nyújtottunk a fragmentáció hatásainak jobb megértéséhez és a természetvédelmi szempontú tájtervezéshez vízfolyáshálózatokban. Esettanulmányokkal rámutattunk, hogy gráf és élőhelyelérhetőségi indexek segítségével hatékonyan jellemezhető vízfolyásrendszerek fragmentálódása, az élőhelyek konnektivitási kapcsolatai, a halpopulációk metapopulációs szerkezete. Összefoglaló szakcikkekben értékeltük a folt-mátrix alapú modellek jelentőségét a vízfolyásökológia kutatásokban. Felhívtuk a figyelmet arra, hogy a mátrixnak kiemelt szerepe van az élőhelyfoltok közötti összeköttetések és a foltokban zajló ökológiai mintázatok és folyamatok megértése szempontjából édesvizekben, hasonlóan a szárazföldi ökoszisztémákhoz.



- Javaslatot tettünk halfaunánk sokféleségének országos léptékű védelmére, a szisztematikus természetvédelmi terület hálózat tervezés módszertani eljárását alkalmazva. Rámutattunk arra, hogy a meglévő természetvédelmi területhálózat viszonylag kis mértékű kibővítésével hatékonyan védhető lehetne a vízfolyásaink halközösségeinek sokfélesége, amennyiben a védelem teljes mértékben kiterjed a kijelölt vízgyűjtőkön átfolyó vízfolyásszegmensekre és különösen, ha lehetőség van egy-egy határvízi dombvidéki folyó (Dráva, Ipoly) védelmére.

## 5. Az értekezés alapját képező tudományos közlemények

### 5.1. IMPAKT FAKTOROS KÖZLEMÉNYEK

- Erős, T.** (2007): Partitioning the diversity of riverine fish: the roles of habitat types and non-native species. *Freshwater Biology* 52: 1400-1415. (IF: 2,65)
- Erős, T., Schmera, D.** (2010): Spatio-temporal scaling of biodiversity and the species-time relationship in a stream fish assemblage. *Freshwater Biology* 55: 2391-2400. (IF: 3,082)
- Specziár, A., Takács, P., Czeglédi, I., Erős, T.** (2012): The role of the electrofishing equipment type and the operator in assessing fish assemblages in a non-wadeable lowland river. *Fisheries Research* 125-126: 99-107. (IF: 1,695)
- Erős, T., Tóth, B., Sevcsik, A., Schmera, D.** (2008): Comparison of fish assemblage diversity in natural and artificial rip-rap habitats in the littoral zone of a large river (River Danube, Hungary). *International Review of Hydrobiology* 93: 88-105. (IF: 0,874)
- Erős, T., Takács, P., Specziár, A., Schmera, D., Sály, P.** (2017): Effect of landscape context on fish metacomunity structuring in stream networks. *Freshwater Biology* 62: 215-228. (IF2016: 2,933)
- Erős, T., Sály, P., Takács, P., Specziár, A., Bíró, P.** (2012): Temporal variability in the spatial and environmental determinants of functional metacommunity organization – stream fish in a human-modified landscape. *Freshwater Biology* 57: 1914-1928. (IF: 3,933)
- Erős, T., Sály, P., Takács, P., Higgins, C.M., Schmera, D., Bíró, P.** (2014): Quantifying temporal variability in the metacommunity structure of stream fishes: the influence of non-native species and environmental drivers. *Hydrobiologia* 722: 31-43. (IF: 2,275).
- Erős, T., Takács, P., Czeglédi, I., Sály, P., Specziár, A.** (2015): Taxonomic and trait based recolonization dynamics of a riverine fish assemblage following a large scale human induced disturbance: the red mud disaster in Hungary. *Hydrobiologia* 758: 31-45. (IF: 2,051)

- Erős, T.,** Schmera, D., Schick, R.S. (2011): Network thinking in riverscape conservation – a graph-based approach. *Biological Conservation* 144: 184-192. (IF: 4,115)
- Erős, T.,** Olden, J.D., Schick, R.S., Schmera, D., Fortin, M-J. (2012): Characterizing connectivity relationships in freshwaters using patch-based graphs. *Landscape Ecology* 27: 303-317. (IF: 2,897)
- Erős, T.,** Grant, E.C.H. (2015): Unifying research on the fragmentation of terrestrial and aquatic habitats: patches, connectivity and the matrix in riverscapes. *Freshwater Biology* 60: 1487-1501. (IF: 2,933)
- Dolezsai, A., Sály, P. Takács, P., Hermoso, V., **Erős, T.** (2015): Restricted by borders: trade-offs in transboundary conservation planning for large river systems. *Biodiversity & Conservation* 24: 1403-1421. (IF: 2,258)

## 5.2. NEM IMPAKT FAKTOROS KÖZLEMÉNYEK

- Erős, T.** (2005): Life history diversification in the Middle Danubian fish fauna – a conservation perspective. *Arch. Hydrobiol. Suppl. 158 Large Rivers* 16: 289-304.
- Erős, T.,** Tóth, B., Sevcsik, A. (2008): A halállomány összetétele és a halfajok élőhely használata a Duna litorális zónájában (1786-1665 fkm) - monitorozás és természetvédelmi javaslatok. *Halászat* 101: 114-123.
- Dolezsai, A., Sály, P., Takács, P., **Erős, T.** (2015): Alternatív javaslatok a hazai halfauna sokféleségét megfelelően reprezentáló természetvédelmi területhálózat létrehozására. *Természetvédelmi Közlemények* 21:45-50.

## 6. Irodalomjegyzék

- Abell, R., Allan, J.D., Lehner, B. 2007. Unlocking the potencial of protected areas for freshwaters. *Biological Conservation* 134: 48-63.
- Albanese, B., Angermeier, P., Peterson, J.T. 2009. Does mobility explain variation in colonization and population recovery among stream fishes? *Freshwater Biology* 54: 1444-1460.
- Antal, L., Halasi-Kovács, B., Nagy, S.A. 2013. Changes in fish assemblage in the Hungarian section of River Szamos/Somes after a massive cyanide and heavy metal pollution. *North-Western Journal of Zoology* 9: 131-138.
- Benda, L., Andras, K., Miller, D., Bigelow, P. 2004. Confluence effects in rivers: Interactions of basin scale, network geometry, and disturbance regimes. *Water Resources Research* 40: WO5402.
- Benda, L., Poff, N.L., Miller, D., Dunne, T., Reeves, G., Pess, G., Pollock, M. 2004. The network dynamics hypothesis: How channel networks structure riverine habitats. *Bioscience* 54: 413-427.
- Birkett, C.M., Mertes, L.A.K., Dunne, T., Costa, M.H., Jasinski, M.J. 2002. Surface water dynamics in the Amazon basin: application of satellite radar altimetry. *Journal of Geophysical Research* 107(D20): LBA 26-1-LBA 26-21.
- Branco, P., Segurado, P., Santos, J.M., Ferreira, M.T. 2014. Prioritizing barrier removal to improve functional connectivity in rivers. *Journal of Applied Ecology* 51: 1197-1206.
- Carpenter, S.R., Stanley, E.H., Vander Zanden, M.J. 2011. State of the world's freshwater ecosystems: Physical, chemical, and biological changes. *Annual Reviews in Environmental Research* 36: 75-99.
- Clarke, A., Mac Nally, R., Bond, N., Lake, P.S. 2008. Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. *Freshwater Biology* 53: 1707-1721.
- Copp, G.H., Jurajda, P. 1993. Do small riverine fish move inshore at night? *Journal of Fish Biology* 43 (Suppl. A): 229-241.
- Copp, G.H., Jurajda, P. 1999. Size-structured diel use of banks by riverine fishes. *Aquatic Sciences* 61: 75-91.
- Crist, T.O., Veech, J.A. 2006. Additive partitioning of rarefaction curves and species-area relationships: unifying  $\alpha$ -,  $\beta$ - and  $\gamma$ -diversity with sample size and habitat area. *Ecology Letters* 9: 923-932.
- Cunningham, S.A. 2005. Incident, accident, catastrophe: cyanide on the Danube. *Disasters* 29: 99-128.
- Czeglédi, I., Sály, P., Takács, P., Dolezsai, A., Nagy, S.A., Erős, T. 2015. The scales of variability of stream fish assemblages at tributary confluences. *Aquatic Sciences* 78: 641-657.
- Dolédec, S., Phillips, N., Townsend, C. 2011. Invertebrate community responses to land use at a broad spatial scale: trait and taxonomic measures compared in New Zealand rivers. *Freshwater Biology* 56: 1670-1688.
- Dray, S., Péliissier, R., Couteron, P., Fortin, M.-J., Legendre, P., Peres-Neto, P. R., Bellier, E., Bivand, R., Blanchet, F. G., De Cáceres, M., Dufour, A.-B., Heegaard, E., Jombart, T., Munoz, F., Oksanen, J., Thioulouse, J., Wagner, H. H. 2012. Community ecology in the age of multivariate multiscale analysis. *Ecological Monographs* 82: 257-275.
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D.J., Lévêque, C., Naiman, R.J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M.L.J., Sullivan, C.A. 2006. Freshwater Biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81: 163-182.

- Erős, T. 2005. Life history diversification in the Middle Danubian fish fauna – a conservation perspective. *Archiv für Hydrobiologie (Suppl.158)*, Large Rivers 16: 289-304.
- Erős, T. 2007. Partitioning the diversity of riverine fish: the roles of habitat types and non-native species. *Freshwater Biology* 52: 1400-1415.
- Erős, T., Heino, J., Schmera, D., Rask, M. 2009a. Characterising functional trait diversity and trait-environment relationships in fish assemblages of boreal lakes. *Freshwater Biology* 54: 1788-1803.
- Erős, T., Olden, J.D., Schick, R.S., Schmera, D., Fortin, M.J. 2012. Characterizing connectivity relationships in freshwaters using patch-based graphs. *Landscape Ecology* 27: 303-317.
- Erős, T., Sály, P., Takács, P., Specziár, A., Bíró, P. 2012. Temporal variability in the spatial and environmental determinants of functional metacommunity organization – Stream fish in a human modified landscape. *Freshwater Biology* 57: 1914-1928.
- Erős, T., Schmera, D. 2010. Spatio-temporal scaling of biodiversity and the species-time relationship in a stream fish assemblage. *Freshwater Biology* 55: 2391-2400.
- Erős, T., Schmera, D., Schick, R.S. 2011. Network thinking in riverscape conservation – a graph-based approach. *Biological Conservation* 144: 184-192.
- Erős, T., Sevcsik, A., Tóth B. 2005. Abundance and night time habitat use patterns of Ponto-Caspian gobiid species (Pisces, Gobiidae) in the littoral zone of the River Danube, Hungary. *Journal of Applied Ichthyology* 21: 350-357.
- Erős, T., Specziár, A., Bíró, P. 2009b. Assessing fish assemblages in reed habitats of a large shallow lake - A comparison between gillnetting and electric fishing. *Fisheries Research* 96: 70-76.
- Erős, T., Grant, E.H.C. 2015. Unifying research on the fragmentation of terrestrial and aquatic habitats: patches, connectivity and the matrix in riverscapes. *Freshwater Biology* 60: 1487-1501.
- Fagan, W.F. 2002. Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations. *Ecology* 83: 3243-3249.
- Flotemersch, J.E., Stribling, J.B., Hughes, R.M., Reynolds, L., Paul, M.J., Wolter, C. 2011. Site length for biological assessment of boatable rivers. *River Research and Applications* 27: 527-535.
- Gering, J.C., Crist, T.O., Veech J.A. 2003. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: Implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation biology* 17: 488-499.
- Goldstein, R.M., Meador, M.R. 2004. Comparisons of fish species traits from small streams to large rivers. *Transactions of the American Fisheries Society* 133: 971-983.
- Göthe, E., Angeler, D.G., Sandin, L. 2013. Metacommunity structure in a small boreal stream network. *Journal of Animal Ecology* 82: 449-458.
- Grönroos, M., Heino, J., Siqueira, T., Landeiro, V.L., Kotanen, J. Bini, L.M. 2013. Metacommunity structuring in stream networks: roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. *Ecology and Evolution* 3: 4473-4487.
- Grant, E.H.C., Lowe, W.H., Fagan, W.F. 2007. Living in the branches: population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters* 10: 165-175.
- Harka, Á., Sallai, Z. 2004. *Magyarország halfaunája*. Nimfea Természetvédelmi Egyesület, Szarvas. 269 p.
- Harper, K. 2005. “Wild capitalism” and “Ecocolonialism”: a tale of two rivers. *American anthropologist* 107: 221-233.
- Heino, J., Schmera, D., Erős, T. 2013. A macroecological perspective of trait patterns in stream communities. *Freshwater Biology* 58: 1539-1555.

- Heino J., Nokela T., Soininen J., Tolkinen M., Virtanen L., Virtanen R. 2015a. Elements of metacommunity structure and community-environment relationships in stream organisms. *Freshwater Biology* 60: 973-988.
- Heino J., Soininen J., Alahuhta J., Lappalainen J., Virtanen N. 2015b. A comparative analysis of metacommunity types in the freshwater realm. *Ecology and Evolution* 5: 1525-1537.
- Heino J., Melo A., Siqueira T., Soininen J., Valanko S., Bini, L.M. 2015c. Metacommunity organization, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology* 60: 845-869.
- Hermoso, V., Linke, S., Prenda, J., Possingham, H.P. 2011. Addressing longitudinal connectivity in the systematic conservation planning for freshwaters. *Freshwater Biology* 56: 57-70.
- Hitt, N.P., Roberts, J.H. 2012. Hierarchical spatial structure of stream fish colonization and extinction. *Oikos* 121: 127-137.
- Hobbs, R.J., Huenekke, L.F. 1992. Disturbance, diversity and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6: 324-337.
- Januchowski-Hartley, S.R., McIntyre, P.B., Diebel, M., Doran, P.J., Infante, D.M., Joseph, C., Allan, J.D. 2013. Restoring aquatic ecosystem connectivity requires expanding inventories of both dams and road crossings. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11: 211-217.
- Johnson, P.T.J., Olden, J.D., Vander Zanden, M.J. 2008. Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 357-363.
- Kareiva, P.M. 2012. Dam choices: analyses for multiple needs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109: 5553-5554.
- Kennard, M.J., Pusey, B.J., Harch, B.D., Dore, E., Arthington, A.H. 2006. Estimating local stream fish assemblage attributes: sampling effort and efficiency at two spatial scales. *Marine and Freshwater Research* 57: 635-653.
- Kopf, R.K., Finlayson, C.M., Humphries, P., Sims, N.C., Hladysz, S. 2015. Anthropocene baselines: Assessing change and managing biodiversity in human dominated aquatic ecosystems. *Bioscience*. Online first: doi: 10.1093/biosci/biv092
- Labonne, J., Ravigné, V., Parisi, B., Gaucherel, C. 2008. Linking dendritic network structures to population demogenetics: the downside of connectivity. *Oikos* 117: 1479-1490.
- Lamouroux, N., Dolédec, S., Gayraud, S. 2004. Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society* 23: 449-466.
- Lamouroux, N., Poff, P.L., Angermeier, P. 2002. Intercontinental convergence of stream fish community traits along geomorphic and hydraulic gradients. *Ecology* 83: 1792-1807.
- Leibold, M.A., Mikkelsen, G.M. 2002. Coherence, species turnover and boundary clumping: elements of a metacommunity structure. *Oikos* 97: 237-250.
- Liermann, C.R., Nilsson, C., Robertson, J., Ng, R.Y. 2012. Implications of dam obstruction for global freshwater fish diversity. *Bioscience* 62: 539-548.
- Lucas, C. 2001. The Baia Mare and Baia Borsa accidents: cases of severe transboundary water pollution. *Environmental Policy and Law* 31: 106-111.
- Mackay, R.J. 1992. Colonization by lotic macroinvertebrates: a review of processes and patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 617-628.
- Malmqvist, B., Rundle, S. 2002. Threats to running water ecosystems of the world. *Environmental Conservation* 29: 134-153.
- Marchetti, M.P., Lockwood, J.L., Light, T. 2006. Effects of urbanization on California's fish diversity: Differentiation, homogenization and the influence of spatial scale. *Biological Conservation* 127: 310-318.

- Matthews, W.J. 1998. *Patterns in freshwater fish ecology*. Chapman & Hall, N. Y. 756 p.
- Minor, E.S., Urban, D.L. 2008. A graph-theory framework for evaluating landscape connectivity and conservation planning. *Conservation Biology* 22: 297-307.
- Moyle, P.B., Marchetti, M.P. 2006. Predicting invasion success: Freshwater fishes of California as a model. *Bioscience* 56: 515-524.
- Nel, J.L., Reyers, B., Roux, D.J., Cowling, R.M. 2009. Expanding protected areas beyond their terrestrial comfort zone: Identifying spatial options for river conservation. *Biological Conservation* 142: 1605-1616.
- Nel, J.L., Roux, D.J., Maree, G., Kleynhans, C.J., Moolman, J., Reyers, B., Cowling, R.M. 2007. Rivers in peril inside and outside protected areas: a systematic approach to conservation assessment of river ecosystems. *Diversity and Distributions* 13: 341-352.
- Olden, J.D., Poff, N.L., McKinney, M.L. 2006a. Forecasting faunal and floral homogenization associated with human population geography in North America. *Biological Conservation* 127: 261-271.
- Olden, J.D., Poff, N.L., Bestgen, K.R. 2006b. Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River basin. *Ecological Monographs* 76: 25-40.
- Peres-Neto, P.R., Cummins, G.S. 2010. A multi-scale framework for the analysis of fish metacommunities. In: Gido, K.B., Jackson, D.A. (eds.) *Community ecology of stream fishes: concepts, approaches, and techniques*. American Fisheries Society, Bethesda, Md. pp. 235-262.
- Peterson, J.T., Bayley, P.B. 1993. Colonization rates of fishes in experimentally defaunated warmwater streams. *Transactions of the American Fisheries Society* 122: 199-207.
- Poff, N.L., Allan, J.D. 1995. Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology* 76: 606-627.
- Pracheil, B.M., McIntyre, P.B., Lyons, J.D. 2013. Enhancing conservation of large-river biodiversity by accounting for tributaries. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11: 124-128.
- Presley, S.J., Higgins, C.L., Willig, M.R. 2010. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos* 119, 908-917.
- Pusey, M., Arthington, A., Stewart-Koster, B. Kennard, M.J., Read, M.G. 2010. Widespread omnivory and low temporal and spatial variation in the diet of fishes in a hydrologically variable northern Australian river. *Journal of Fish Biology* 77: 731-753.
- Rahel, F.J., Olden, J.D. 2008. Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation Biology* 22, 521-533.
- Sály, P., Erős, T., Takács, P., Specziár, A., Kiss, I., Bíró, P. 2009. Assemblage level monitoring of stream fishes: The relative efficiency of single-pass vs double-pass electrofishing. *Fisheries Research* 99: 226-233.
- Sály, P., Takács, P., Kiss, I., Bíró, P., Erős, T. 2011. The relative influence of spatial context and catchment and site scale environmental factors on stream fish assemblages in a human-modified landscape. *Ecology of Freshwater Fish* 20: 251-262.
- Santoul, F., Cayrou, J., Mastroiello, S., Céréghino, R. 2005. Spatial patterns of the biological traits of freshwater fish communities in S.W. France. *Journal of Fish Biology* 66: 301-314.
- Saunders, D.L., Meewig J.J., Vincent, A.C.J. 2002. Freshwater protected areas: strategies for conservation. *Conservation Biology* 16: 30-41.
- Saura, S., Pascual-Hortal, L. 2007. A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning* 83: 91-103.

- Saura, S., Pascual-Hortal, L., 2007. Conefor Sensinode 2.2: User's manual: Software for quantifying the importance of habitat patches for maintaining landscape connectivity through graphs and habitat availability indices. University of Lleida, Spain.
- Saura, S., Rubio, L. 2010. A common currency for the different ways in which patches and links can contribute to habitat availability and connectivity in the landscape. *Ecography* 33: 523-537.
- Schick, R.S., Lindley, S.T. 2007. Directed connectivity among fish populations in a riverine network. *Journal of Applied Ecology* 44: 1116-1126.
- Schlosser, I.J. 1991. Stream fish ecology: A landscape perspective. *Bioscience* 41: 704-712.
- Schmera, D., Erős, T. 2008. Linking scale and diversity partitioning in comparing species diversity of caddisflies in riffle and pool habitats. *Fundamental and Applied Limnology* 172: 205-215.
- Specziár, A., Takács, P., Czeglédi, I., Erős, T. 2012. The role of the electrofishing equipment type and the operator in assessing fish assemblages in a non-wadeable lowland river. *Fisheries Research* 125-126: 99-107.
- Summerville, K.S., Crist, T.O. 2005. Temporal patterns of species accumulation in a survey of Lepidoptera in a beech-maple forest. *Biodiversity and Conservation* 14: 3393-3406.
- Taylor, C.M., Warren, M.L.Jr. 2001. Dynamics in species composition of stream fish assemblages: environmental variability and nested subsets. *Ecology* 82: 2320-2330.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R., Cushing, C.E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-137.
- Vass, M., Révay, Á., Kucserka, T., Hubai, K., Üveges, V., Kovács, K., Padisák, J. 2013. Aquatic hyphomycetes as survivors and/or first colonizers after a red sludge disaster in the Torna stream, Hungary. *International Review of Hydrobiology* 98: 217-224.
- Vörösmarty, C.J., McIntyre, P.B., Gessner, M.O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., Glidden, S., Bunn, S.E., Sullivan, C.A., Reidy Liermann, C., Davies, P.M. 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* 467: 555-561.
- Winemiller, K.O. 1992. Life-history strategies and the effectiveness of sexual selection. *Oikos* 63: 318-327.
- Winemiller, K.O., Rose, K.A. 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 2196-2218.
- Wolter, C., Freyhof, J. 2004. Diel distribution patterns of fishes in a temperate large lowland river. *Journal of Fish Biology* 64: 632-642.